

УДК 582.671.1.57.033+581.47/.48

**СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ РЕПРОДУКТИВНОЙ СФЕРЫ
NUPHAR LUTEA (L.) SMITH
В ИЗМЕНЯЮЩИХСЯ УСЛОВИЯХ СРЕДЫ
А. М. Чернова**

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок

Кубышка жёлтая при наступлении неблагоприятных условий (обсыхание мест обитания) образует наземную форму. Растения наземной формы цветут и образуют плоды. Плоды таких растений мельче и имеют меньшее количество семян на плод, чем плоды водной формы. Процент семенификации при этом остается относительно постоянным.

Ключевые слова: кубышка жёлтая, плод, семенная продуктивность.

Введение. Род Кубышка (*Nuphar* Smith) семейства Кувшинковые (*Nymphaeaceae* L.) включает в себя 11 видов. Внутри рода можно выделить две основные секции [27]: *Nuphar* и *Astylus*. Секция *Nuphar* охватывает *N. lutea* (L.) Smith, *N. × spenneriana* (Gaudin), *N. japonica* (De Candolle), *N. × saijoensis* (Shimoda) Padgett, *N. pumila* (Timm) DC. и *N. microphylla* (Pers.) Fernald. К секции *Astylus* относятся *N. polysepala* (Engelm.), *N. × rubrodisca* (Morong), *N. variegata* (Engelm. ex Durand), *N. sagittifolia* (Pursh) и *N. advena* (Aiton).

Объект нашего исследования – *N. lutea* – укореняющийся гидрофит с плавающими на воде листьями [14], травянистый короткокорневищный водный многолетник [9] со стелющимися по поверхности грунта розеточными побегами с многочисленными придаточными стеблеродными корнями [17]. Растёт кубышка жёлтая в озёрах, старицах, прудах и реках [10; 22]. Для её роста и развития наиболее благоприятны стоячие или медленно текущие воды. Встречается *N. lutea* преимущественно на глубине 0,5–1 м, иногда до глубины 3–5 м [24] и даже больше [18]. По данным Н.Н. Цвелева [23] кубышка жёлтая обладает евро-западноазиатским умеренным ареалом. Она встречается во всех областях европейской части России [11; 20; 24] в Западной, Центральной и Восточной Сибири [21; 22], на Кавказе и в Средней Азии [22]. Во флоре Ярославской и Воронежской обл. *N. lutea* распространена повсеместно.

N. lutea имеет хозяйственное значение. Её используют в качестве лекарственного, кормового, декоративного, дубильного и красильного растения [1; 3; 4; 7; 8; 12; 15; 19; 24]. Корневища *N. lutea* поедают околотоводные животные [8; 18]. Кубышка жёлтая является важным пищевым ресурсом для ондатры и нутрии [18]. Наши наблюдения на

территории Хопёрского государственного природного заповедника в Воронежской обл. на оз. Малое Подпесочное показали, что надземная часть кубышки, охотно поедается бобром. На р. Ломиха Ярославской обл. наземная форма кубышки служит пищей мышевидным грызунам. Y. Heslop-Harrison [25] отмечает, что надземная часть кубышки также потребляется оленями и лосями. Плоды и семена *N. lutea* поедаются рыбами и водоплавающими птицами [25; 28].

В связи с водным образом жизни основным способом размножения кубышки служит вегетативное размножение путём разрастания корневищ или за счёт укоренения их отдельных частей [24]. Однако ежегодно растения производят значительное количество семян, и семенное размножение играет немаловажную роль в репродукции данного вида. Литературных данных по семенной продуктивности кубышки жёлтой не много. Некоторые из них находим у Y. Heslop-Harrison [25] и у Д.В. Дубыны [5].

В засушливые годы кубышка способна переносить полное пересыхание неглубоких водоёмов [18; 24] и образовывать наземную форму. Её формирование у кубышки жёлтой мы наблюдали на озёрах старичного типа (Воронежская обл.) в маловодные годы (начиная с 2009 г.), а также на малых реках Ярославской обл. (2010–2011 гг.). Так же как и водная, наземная форма этого растения цветёт и плодоносит.

Цель работы – сравнительный анализ морфологии плодов наземной и водной формы кубышки, а также показателей семенной продуктивности.

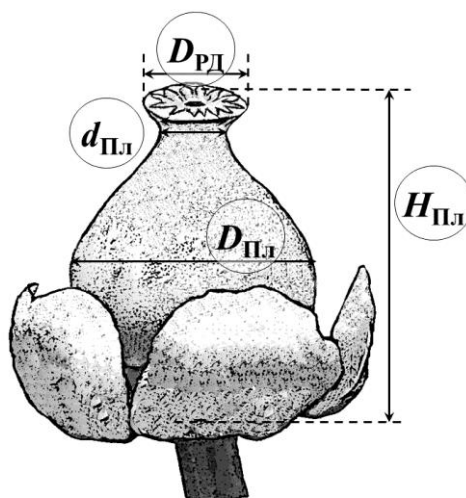
Материал и методика. Плоды кубышки жёлтой собирались в начале августа 2011 г. в Воронежской обл. и во второй половине августа 2011 г. в Ярославской обл. В Воронежской обл. исследования проводились на озёрах старичного типа – Большое Осиновское, Малое Подпесочное и Садилка, а в Ярославской обл. – на притоке Рыбинского водохранилища малой р. Ильд. Сбор плодов осуществлялся случайным методом с растений водной, полуводной (корневища растений находятся в сильно увлажнённом грунте, вместо плавающих развиваются воздушные листья) и наземной форм в каждой из областей.

Растения на оз. Большое Осиновское произрастали на глубине до 70 см на илистом грунте (толщина ила не менее 20 см). На оз. Малое Подпесочное – на глубине до 5 см, грунт песчаный с наилком (толщина ила от 2 до 7 см). На оз. Садилка грунт песчаный с наилком, сухой сверху и влажный на глубине более 3 см. На малой р. Ильд грунт илистый, с толщиной илистых отложений более 25 см. Водная форма растений произрастала на глубине 60 см и более. У полуводной формы корневища находились в воде или в переувлажнённом грунте, листья были преимущественно воздушными. Корневища наземной формы располагались в слегка влажном грунте, листья были только

воздушными.

Плоды находились на одной и той же стадии зрелости – готовые к отделению от чашечки и растрескиванию. Они имели зелёные, оттопыренные в стороны чашелистики, зелёное рыльце с коричневыми лучами, тычинки и лепестки частично или полностью разложились, толщина завязи равна или превышает ширину чашечки, по высоте завязь намного выше чашечки. Повреждённые плоды исключались из дальнейших исследований.

У собранных плодов определяли сырую массу (г) и измеряли основные морфометрические характеристики (рисунок): высоту ($H_{пл}$) и диаметр ($D_{пл}$) плода, диаметр шейки ($d_{пл}$) и рыльца плода ($D_{рд}$) в сантиметрах, число лучей на рыльце (шт), а также расстояние от луча до края рыльца (мм).



Р и с у н о к . Основные морфометрические характеристики плодов кубышки жёлтой

В лабораторных условиях плоды помещали в индивидуальные этикетированные контейнеры с отстоянной водопроводной водой, где происходило их раскрытие и освобождение семян. В основу определения семенной продуктивности положена методика И.В. Вайнагия [2]. Мы подразделяли семенную продуктивность на потенциальную семенную (ПСП) – сумма созревших и незревших семян на плод и фактическую семенную (ФСП) – количество созревших семян. Вычисляли процент сенификации (ПС) – процент завязавшихся семян, отношение количества семян к количеству семязачатков, выраженное в процентах [2]. В табл. 1 приведено число плодов, которое использовалась при анализе морфометрических признаков и показателей семенной продуктивности.

Количество плодов собранных в Ярославской и Воронежской областях для анализа их морфометрических параметров и показателей семенной продуктивности

Обл.	Выборка	Дата сбора	Экологическая форма	Место сбора	Количество плодов для анализа	
					морфометрии	семенной продуктивности
Ярославская	1	11.VIII 2011	водная	р. Ильд	14	18
	2	11. VIII 2011	полуводная		21	23
	3	24.VIII 2011	наземная		3	12
Воронежская	4	1.VIII 2011	водная	оз. Большое Осиновское	9	7
	5	5.VIII 2011	полуводная	оз. Малое Подпесочное	12	12
	6	1.VIII 2011	наземная	оз. Садилка	4	11

Сравнение данных между собой проводили по критерию Стьюдента, предполагая, что статистическое распределение признаков является нормальным. Мы попарно сравнивали выборки 1 и 2, 1 и 3, 2 и 3, 4 и 5, 4 и 6, 5 и 6 по каждому морфометрическому признаку и по показателям семенной продуктивности (по среднему арифметическому и по вариабельности признака). Сначала проверяли гипотезу о том, что дисперсии обоих рядов признака равны. В зависимости от того, достоверным или недостоверным является различие дисперсий, последующее сравнение средних арифметических производили различными способами. Рассчитывали критерий Стьюдента и сравнивали его с табличным значением. Все сравнения проводили при доверительном уровне 95% [6]. Дополнительное сравнение выборок проводили по критерию Манна-Уитни (или U-критерию), который позволяет сопоставлять малые по объему выборки (с числом членов ряда ≥ 3) [16; 26]. Полученные результаты по двум критериям сопоставляли между собой.

Результаты и обсуждение. На одном растении кубышки жёлтой плодов, как правило, образуется столько же, сколько сформировалось цветков, за исключением тех случаев, когда цветки или цветоножки повреждаются на стадии цветения или начала плодоношения. Цветки у кубышки жёлтой располагаются на цветоножках, длина которых зависит от глубины воды. Цветоножки водной формы растений довольно гибкие и прочные, 35–150 см длины. В период цветения верхняя их часть с цветком возвышается над водой.

Диаметр цветка 4–6 см. По мере созревания плодов, цветоносы теряют свою упругость, плоды ложатся на воду, где потом происходит их дозревание.

Таблица 2

Морфометрические характеристики плодов водной, полуводной и наземной формы кубышки жёлтой в Ярославской и Воронежской областях

Обл.	ЭФ	МС	Параметры плодов						
			$M_{пл} \pm \sigma$	$H_{пл} \pm \sigma$	$D_{пл} \pm \sigma$	$d_{пл} \pm \sigma$	$D_{рд} \pm \sigma$	$n_{луч} \pm \sigma$	$l_{л-кр} \pm \sigma$
Ярослав	в	И	15,5±4,43	4,16±0,45	2,99±0,36	0,75±0,07	1,14±0,11	13,85±2,12	0,56±0,38
	пв		11,7±4,37	4,03±0,56	2,63±0,40	0,59±0,09	0,95±0,11	11,48±1,47	0,29±0,23
	н		15,9±1,55	4,07±0,50	3,27±0,23	0,85±0,14	1,25±0,13	14,33±1,53	0,50±0,30
Воронеж.	в	БО	34,4±17,91	4,86±0,74	3,88±0,52	1,26±0,24	1,49±0,10	17,88±2,23	0,32±0,40
	пв	МП	16,0±2,39	4,25±0,30	2,87±0,24	0,79±0,07	1,06±0,07	13,75±1,22	0,34±0,22
	н	С	11,52±4,45	3,74±0,59	2,63±0,48	0,79±0,06	1,13±0,10	14,50±1,29	0,10±0,00

Примечание. ЭФ – экологическая форма: в – водная, н – наземная, пв – полуводная; МС – место сбора: И – р. Ильд, БО – оз. Большое Осиновское, МП – оз. Малое Подпесочное, С – оз. Садилка; $M_{пл}$ – масса плода (г), $H_{пл}$ – высота плода (см), $D_{пл}$ – диаметр плода (см), $d_{пл}$ – диаметр шейки плода (см), $D_{рд}$ – диаметр рыльцевого диска (см), $n_{луч}$ – число лучей (шт), $l_{л-кр}$ – расстояние от луча до края рыльца (мм), σ – среднеквадратическое отклонение.

У растений наземной формы цветоножки толстые прямостоячие и довольно хрупкие, укорочены до 25–30 см. Диаметр цветков 3–4 см. Мы наблюдали цветки, которые отцвели, но по каким-то причинам засохли и не образовали плодов. По нашему мнению, возможно, что это происходит из-за их неоплодотворения в связи с ограниченным числом опылителей вне воды. Однако число таких цветков незначительно. По мере созревания плодов, цветоножки теряют свою упругость и под своей тяжестью плоды оказываются на земле. В отличие от водной среды, здесь растрескивание плодов происходит реже (видимо, для растрескивания оболочки плода необходимо насыщение клеток большим количеством воды). Стенки плодов наземной формы кубышки, как правило, гнивают, и семена высыпаются на землю, окружённые слизью, которая в скором времени высыхает. Высыхают и семена, теряя способность к прорастанию.

Плод *N. lutea* – губчатая синкарпная ягодообразная многолистовка. Семена мелкие, с маленьким зародышем, погруженным одним концом в слабо развитый эндосперм, под которым имеется обильный крахмалистый перисперм [13]. По форме плоды водной, полуводной и наземной форм кубышки жёлтой не отличались, различия были лишь в морфометрических характеристиках, которые представлены в табл. 2.

Из табл. 2 видно, что имеются различия–среднеарифметических

значений морфометрических показателей. Анализ достоверности различий между морфометрическими признаками попарно сравниваемых выборок и по критерию Стьюдента, и U-критерию позволил сделать одинаковые, совпадающие между собой выводы. Результаты анализа представлены в табл. 4.

Семенная продуктивность зависит от целого комплекса внешних и внутренних явлений и факторов (абиотических и биотических) местообитания [2].

В табл. 3 представлены данные по семенной продуктивности кубышки в зависимости от географического положения и экологических условий произрастания растений.

Таблица 3
Показатели семенной продуктивности водной, полуводной и наземной форм кубышки жёлтой в Ярославской и Воронежской областях

Обл.	Экологическая форма	Место сбора	ФСП±σ	ПСП±σ	ПС	М±σ
Ярославская	водная	р. Ильд	162±73,7	188,9±81,6	87,5	5,0±2,4
	полуводная		105,9±48,0	115,2±54	93,9	4,1±1,7
	наземная		161,2±42,7	224,1±72	74,8	4,6±1,4
Воронежская	водная	оз. Большое Осиновское	363,3±98,4	381±101,5	95,5	15,0±5,3
	полуводная	оз. Малое Подпесочное	133,4±26,9	135,5±26,8	98,4	4,5±0,9
	наземная	оз. Садилка	113,2±56,1	129,8±53,7	86,0	4,9±2,8

Примечание. ФСП – фактическая семенная продуктивность, ПСП – потенциальная семенная продуктивность, ПС – средний процент семенификации, М – сырая масса зрелых семян (г), σ – стандартное отклонение от среднего значения.

Как и в случае с морфометрическими показателями плодов имеются различия среднеарифметических значений показателей семенной продуктивности (табл. 3). Достоверность различий между показателями семенной продуктивности попарно сравниваемых выборок мы также проверяли и по критерию Стьюдента, и по U-критерию. Результаты анализа по двум критериям позволяют сделать совпадающие выводы о степени достоверности имеющих различий (табл. 4).

Из табл. 4 видим, что выборка 1 (водная форма кубышки с р. Ильд) достоверно отличается от выборки 2 (полуводная форма кубышки с р. Ильд) по всем морфометрическим параметрам (кроме высоты плода) и по показателям семенной продуктивности (кроме процента семенификации и массы семян на плод). Выборки 1 и 3 (водная и наземная форма растений) отличаются друг от друга недостоверно по всем определяемым показателям. Выборка 2 и 3

(полуводная и наземная форма растений с р. Ильд) достоверно отличаются друг от друга по всем показателям, за исключением массы, высоты плода, расстояния от луча до края рыльца и массы семян на плод.

Таблица 4

Достоверность различий между морфометрическими параметрами и показателями семенной продуктивности в попарно сравниваемых выборках кубышки жёлтой в Ярославской и Воронежской областях

Выборки Показатель	Ярославская обл.			Воронежская обл.		
	1 и 2	1 и 3	2 и 3	4 и 5	4 и 6	5 и 6
$M_{Пл}$	+	-	-	+	+	+
$H_{Пл}$	-	-	-	+	+	+
$D_{Пл}$	+	-	+	+	+	-
$d_{Пл}$	+	-	+	+	+	-
$D_{Рд}$	+	-	+	+	+	-
$n_{Луч}$	+	-	+	+	+	-
$l_{Л-Кр}$	+	-	-	+	+	-
ФСП	+	-	+	+	+	-
ПСП	+	-	+	+	+	-
ПС	-	-	+	-	-	-
М	-	-	-	+	+	-

Примечание. $M_{Пл}$ – масса плода (г), $H_{Пл}$ – высота плода (см), $D_{Пл}$ – диаметр плода (см), $d_{Пл}$ – диаметр шейки плода (см), $D_{Рд}$ – диаметр рыльцевого диска (см), $n_{Луч}$ – число лучей (шт), $l_{Л-Кр}$ – расстояние от луча до края рыльца (мм), ФСП – фактическая семенная продуктивность, ПСП – потенциальная семенная продуктивность, ПС – процент семенификации, М – сырая масса зрелых семян (г). Знак «+» – различия достоверны, «-» – различия недостоверны.

Выборка 4 (оз. Большое Осиновское) достоверно отличается от выборки 5 (оз. Малое Подпесочное) и 6 (оз. Садилка) по всем рассматриваемым показателям, кроме процента семенификации – различия не достоверны. Плоды с оз. Большое Осиновское имеют большую массу и значительно большие значения по всем морфометрическим показателям и показателям семенной продуктивности (табл. 3 и 4). Это, возможно, объясняется богатством грунта питательными веществами. Выборки 5 и 6 достоверно отличаются друг от друга только по двум показателям – массе и высоте плода, по другим же параметрам различия недостоверны.

В целом, при переходе от водной к наземной форме растений, значения морфометрических параметров плодов уменьшаются, уменьшается и число лучей на рыльце. Также уменьшается число семян на плод, но средний процент семенификации изменяется незначительно

(от 75 до 100%). Это позволяет предположить, что, по-видимому, существуют механизмы, регулирующие число образующихся семязачатков в гинецее. Объяснить уменьшение ФСП можно недостаточным числом в наземных условиях естественных опылителей (водных жуков рода *Donacia*). Заметим, что наибольшее значение ПС характерно для растений переходной формы. Причиной объясняющей это может быть мобилизация жизненных сил растений при наступлении неблагоприятных условий.

Заключение. Результаты наблюдений за кубышкой жёлтой показали, что это растение способно при наступлении засухи и обсыхании мест обитания к образованию наземной формы, растения при этом цветут и плодоносят. Наблюдаются изменения в морфологии плодов и показателях семенной продуктивности: плоды становятся мельче, уменьшается число семян, но средний процент семенификации при этом остаётся относительно постоянным.

Автор выражает глубокую благодарность д.б.н., профессору В.Г. Папченкову (ИБВВ РАН), к.б.н., доценту А.Г. Лапирову (ИБВВ РАН) и к.б.н. Е.В. Печенюк (ХГПЗ) за помощь в проведении полевых исследованиях и ценные замечания, а также К.А. Подгорному (ИБВВ РАН) за помощь в обработке и представлении данных.

Список литературы

1. Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР. М.: ГУГК, 1980. 340 с.
2. Вайнагий И.В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Ботан. журн. 1974. Т. 59, № 6. С. 826–831.
3. Гаммерман А.Ф., Гром И.И. Дикорастущие лекарственные растения СССР. М., 1976. 286 с.
4. Дубына Д.В. Кувшинковые Украины.: автореф. ... дис. канд. биол. наук. Киев, 1976. 17 с.
5. Дубына Д.В. Кувшинковые Украины. Киев, 1982. 232 с.
6. Зайцев Г.Н. Математический анализ биологических данных. М., 1991. 229 с.
7. Калужская флора: аннотированный список сосудистых растений Калужской области. М., 2010. 760 с.
8. Куданова З.М. Определитель высших растений Чувашской АССР. Чебоксары, 1965. 345 с.
9. Лелекова Е.В. Биоморфология водных и прибрежно-водных семенных растений северо-востока Европейской России: дис. ... канд. биол. наук. Пермь, 2006. 203 с.
10. Лисицына Л.И., Папченков В.Г., Артеменко В.И. Флора водоемов волжского бассейна. Определитель сосудистых растений. М., 2009.

217 с.

11. *Маевский П.Ф.* Флора средней полосы европейской части России. 10-е изд., исправ. и доп. М., 2006. 600 с.
12. *Махлаюк В.П.* Лекарственные растения в народной медицине. М., 1992. 544 с.
13. *Николаева М.Г., Разумова М.В., Гладкова В.Н.* Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л., 1985. 348 с.
14. *Папченков В.Г.* Растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль: ЦМП МУБиНТ, 2001. 214 с.
15. Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. Т. 1: Семейства *Magnoliaceae–Juglandaceae, Ulmaceae, Moraceae, Cannabaceae, Urticaceae*. СПб.; М., 2008. 515 с.
16. *Рунион Р.* Справочник по непараметрической статистике. М., 1982. 198 с.
17. *Савиных Н.П.* О жизненных формах растений водоёмов и водотоков // Гидробиотаника 2010: материалы I (VII) Междунар. конф. по водным макрофитам (пос. Борок, 9–13 окт. 2010 г.). Ярославль. 2010. С. 31–38.
18. *Смиренский А.А.* Водные кормовые и защитные растения в охотничье-промысловых хозяйствах. Вып. II. М.: Заготиздат, 1952. 183 с.
19. Сосудистые растения Самарской области. Самара: ИПК Содружество, 2007. 400 с.
20. *Федченко Б.А., Флеров А.Ф.* Флора Европейской России. Иллюстрированный определитель дикорастущих растений Европейской России и Крыма. Ч.2. СПб., 1909. 710 с.
21. Флора Сибири. Т. 1. Новосибирск, 1988. 200 с.
22. Флора СССР. М.; Л., 1937.
23. *Цвелев Н.Н.* Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская, Новгородская области). СПб., 2000. 781 с.
24. *Шретер А.И., Шутов В.В., Задорожный А.М.* Лекарственные растения Костромской области. М.: Экология, 1992. 364 с.
25. *Heslop-Harrison Y.* *Nuphar* Sm. // *Journal of Ecology*. 1955. Vol. 43, № 1. P. 342–364.
26. *Mann H.B., Whitney D.R.* On a test of whether one of two random variables is stochastically larger than the other // *The Annals of Mathematical Statistics*. 1947. Vol. 18, № 1 P. 50–60.
27. *Padgett D.J.* A monograph of *Nuphar* (*Nymphaeaceae*) // *Rhodora*. 2007. Vol. 109, № 937. P. 1–95.
28. *Smits A.J.M., Van Ruremonde R., Van der Velde G.* Seed dispersal of three Nymphaeid macrophytes // *Aquatic Botany*. 1989. № 35. P. 167–180.

**COMPARATIVE ANALYSIS OF THE REPRODUCTIVE SPHERE
OF *NUPHAR LUTEA* (L.) SMITH IN CHANGING
ENVIRONMENTAL CONDITIONS**

A.M. Chernova

Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS

Yellow water lily forms a terrestrial form upon the occurrence of the adverse condition (desiccation of habitat). Terrestrial form is flowering and is forming fruits. The fruits of these plants are smaller than the fruit of the aquatic forms and have fewer seeds per fruit. The ratio of actual to potential seed production (as a percent) is nearly constant.

Keywords: *yellow water lily, fruit, seed production.*

Об авторах:

ЧЕРНОВА Александра Михайловна – кандидат биологических наук, младший научный сотрудник лаборатории высшей водной растительности, ФГБУН Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, 152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, п. Борок, e-mail: adm@ibiw.yaroslavl.ru